

线粒体全基因组揭示嫩江流域史前人群 遗传结构的动态变化

李春香^{1,2}, 张帆², 马鹏程², 王立新^{1*}, 崔银秋^{1,2*}

1. 吉林大学边疆考古中心古 DNA 实验室, 长春 130012; 2. 吉林大学生命科学学院, 长春 130012

摘要: 嫩江流域是中国东北地区古代先民的重要栖息地之一。自新石器时代开始这里的先民一直以渔猎经济为主要生活方式, 直到新石器时代晚期至早期青铜时代才开始兼营畜牧业和少量的种植业。嫩江流域青铜时代的生业模式的转变是否伴随着外来人群的融合与替代一直是考古研究的热点。为了探讨嫩江流域新石器时代与青铜铁器时代人群的构成是否改变, 我们对嫩江流域新石器时代至青铜铁器时代的 24 个个体进行了线粒体全基因组分析。分析结果表明: 嫩江流域青铜铁器时代人群与新石器时代人群具有一定遗传连续性的同时, 晚期人群与西辽河地区古代人群有着更近的遗传联系, 表明西辽河地区古代居民对嫩江流域青铜铁器时代人群具有部分遗传贡献。结合考古学文化、古气候学数据以及语言学证据, 我们推测距今 4000-3000 年间, 西辽河地区古代居民曾迁入到嫩江流域, 并留下遗传印记。

关键词: 嫩江流域; 古 DNA; 线粒体全基因组; 遗传结构

Ancient mitogenomes reveals Holocene human population history in the Nenjiang River valley

LI Chunxiang^{1,2}, ZHANG Fan², MA Pengcheng², WANG Lixin¹, CUI Yinqiu^{1,2}

1. Research Center for Chinese Frontier Archaeology of Jilin University, Jilin University, Changchun 130012;

2. School of Life Sciences, Jilin University, Changchun 130012

Abstract: The Nenjiang River valley is one of the most important settlements for ancient Chinese people in northeast China. Archaeological research demonstrates that the inhabitants had practiced mixed hunting-gathering-fishing since the Neolithic Age, only began to engage in animal husbandry and limited millet cultivation until the late Neolithic Age and early Bronze Age. A problem remained about whether it was a transfer of culture and technology or if it involved the migration of people who experimented with animal husbandry and limited millet

收稿日期: 2020-07-31; 定稿日期: 2020-09-27

基金项目: 国家社科基金重大项目 (15ZDB055), 教育部人文社会科学重点研究基地重大项目 (16JJD780005)

作者简介: 李春香 (1981.1-), 女, 高级工程师, 研究方向是分子进化和人类遗传

通讯作者: 王立新, 男, 教授, E-mail: wanglx@jlu.edu.cn; 崔银秋, 女, 教授, E-mail: cuiyq@jlu.edu.cn

Citation: Li CX, Zhang F, Ma PC, et al. Ancient mitogenomes reveals Holocene human population history in the Nenjiang River valley[J]. Acta Anthropologica Sinica, 2020, 39(4): 695-705

cultivation and then brought them to Nenjiang River valley. Here we successfully sequenced 24 complete mitochondrial DNA genomes of 11000 to 2000-year-old humans from the Nenjiang River Valley. The results show that the Bronze / Iron Age populations of Nenjiang River valley matrilineal received partial contribution from the populations of the West Liao River, despite some level of continuity between Neolithic Age groups and Bronze / Iron Age. Combining paleoclimatology, archaeology, and linguistics, we estimate that the ancient people of West Liao River had migrated to the Nenjiang River valley carried their cultural techniques and languages between 4,000 and 3,000 years ago.

Key word: Nenjiang River valley; Ancient DNA; Mitogenomes; Genetic Structure

1 前言

嫩江流域是指嫩江及其支流流经的地域,包括内蒙古自治区呼伦贝尔盟、兴安盟、黑龙江省齐齐哈尔市、大庆以及吉林省白城地区。它的西面和北面被高耸的大兴安岭与小兴安岭所围绕,东面是丘陵起伏的张广才岭,南接松辽大平原,处于三面环山的低地。嫩江流域地貌复杂多样,包括山地、丘陵、平原、沼泽、湿地等,水资源非常丰富,自古以来就是我国东北古代先民的重要栖息地之一。作为一个相对封闭的地理区域,嫩江流域形成了其独特而又连续的考古文化序列,从新石器时代早期的后套木嘎一期文化、双塔一期文化、到新石器时代中期的黄家围子文化、后套木嘎三期文化,再到新石器时代晚期的哈民忙哈文化、昂昂溪文化,整个地区的新石器文化面貌显示出较大的一致性和继承性,以大量的压制细石器和渔猎工具为特征,同时存在大量野生动物骨骼、房址、环壕等,展现出非常鲜明的定居式的渔猎经济文化类型^[1,2]。大约在距今 4000 年,伴随着新石器时代晚期的昂昂溪文化在嫩江中游的消失,嫩江流域的新石器时代文化结束,随之兴起的是嫩江中下游的青铜铁器文化^[3]。尽管嫩江流域的青铜文化与新石器文化有不同程度的递进和演化关系,渔猎经济在先民生活中仍然占用重要地位,但是,马、牛、羊、猪和狗等家畜骨骼的存在、丰富的禾本科植物遗存、大量的磨盘和磨棒,表明这一时期的先民开始兼营畜牧业和少量的种植业^[4-6]。

根据古气候学、古环境学研究,嫩江流域的气候环境在距今 5000-3000 年期间,处于一个气温持续降低的过程,气候明显恶化,草本植物比例增加,木本植物比例减少,影响了人们赖以生存的动植物资源分布^[3]。嫩江流域青铜早期畜牧业和种植业的出现可能就是人们为应对这一气候变化所做出的调整与改变。此外,这一时期,嫩江流域的先民与外界的联系不断加强。考古研究表明,吉林后套木嘎四期出现的玉器种类和形式以及部分陶器的纹饰均受到了辽西地区红山文化的影响,而陶器的主体特征则受到呼伦贝尔草原的影响较为明显^[6],昂昂溪五福墓地出土的陶罐与骨鱼镖则与贝加尔湖地区的相似^[5];语言学证据支持,新石器晚期至青铜时期盛行于嫩江流域的泛欧亚语言来源于西辽河地区^[7]。嫩

江流域青铜时期以来, 与外来文化的联系是其自身为了适应环境的改变向周边古代人群引进了先进的文化技术, 还是周边古代人群迫于生存压力向嫩江流域迁徙带去了先进的文化技术, 一直是考古学关注的焦点。

应用遗传学方法从嫩江流域古代人类遗骸中获取其遗传信息, 通过对比新石器时代与青铜铁器时代人群的遗传结构变化与周边对应时期人群的遗传信息, 是解决以上问题的一种有效方法。我们对已发表的嫩江流域吉林后套木嘎遗址^[8]、黑龙江洪河村遗址^[7]、内蒙古扎赉诺尔^[9]遗址等 10 个个体的全基因组数据进行分析发现, 嫩江流域早晚期人群在全基因组上展现了较强的遗传连续性, 只有一个晚期个体携带少量的蒙古 / 北亚成分, 并没有发现其他地区古代人群的遗传成分的进入。众所周知, 常染色体会在减数分裂期发生重组, 造成基因组等位基因频率的改变, 当外来的基因成分比例较低, 经过多代繁衍以后, 某些基因突变会被稀释到难以检测的水平, 因此可能会掩盖部分外来的基因成分。此外, 常染色体突变率低, 当两个遗传结构相似的种群发生基因交流时很难被检测到。而作为单亲遗传标记, 线粒体 DNA 因为不发生重组, 有利于部分突变快速的分离并得到富集, 使得某些变异在线粒体基因组水平更容易检测到。此外, 线粒体 DNA 突变率高, 种群内部差异显著, 具有更明显的地域性分布特性, 在追踪人群来源、评估人群扩张历史方面具有其独特的优势^[10]。

为了更加精确的重现嫩江流域全新世渔猎人群的历史, 我们对该地区后套木嘎遗址、洪河村遗址、黑龙江大古堆遗址、内蒙古五七农场遗址、内蒙古蘑菇山遗址、扎赉诺尔遗址出土的 24 个样本进行了线粒体全基因组测序, 时间跨度从距今 11000BP 到 2000BP。结合周边的西辽河古代人群^[9,11]、内蒙古中南部古代人群^[9,11]、中原古代农业人群^[9]、蒙古古代人群^[12]以及俄罗斯远东古代人群^[13,14]和相关地区的现代人群线粒体遗传数据^[14,15], 探讨嫩江流域史前人群母系遗传结构伴随着文化的改变是否发生动态变化。

2 材料和方法

2.1. 材料

本研究对松嫩平原新石器至铁器时代的 6 个考古遗址的 24 个样本进行了收集。新石器时代个体收集自四个遗址, 分别是吉林大安后套木嘎遗址(6 个)、内蒙古五七遗址(1 个)、黑龙江洪河村遗址(4 个)以及内蒙古扎赉诺尔遗址新石器时代文化层(1 个); 青铜及早期铁器时代的个体收集于吉林大安后套木嘎汉书二期(6 个)、内蒙古蘑菇山遗址(3 个)、黑龙江大古堆遗址(2 个)、内蒙古扎赉诺尔遗址铁器时代文化层(1 个)四个遗址。其中, 五七农场遗址、洪河村遗址、扎赉诺尔遗址、蘑菇山遗址的个体线粒体基因组是从已发表得全基因组 shotgun 数据中分离产生^[7,9]。其他个体的线粒体基因组使用线粒体捕获探针富集后测序产生。根据碳十四测序数据, 本次研究的 24 个样本年代跨度约 1 万年, 从新石器时代的 11000 BP 到铁器时代 2000 BP, 新石器时代个体(11000-4000BP)数量为 12 个, 青铜及早期铁器时代个体(4000BP-2000 BP)数量为 12 个。详细的遗址位置信息见图 1, 样本详细信息见表 1。

2.2. 实验方法

1) 古 DNA 的提取、建库和测序 在专业的考古 DNA 实验室中进行了样本制备、骨骼和牙齿样本的 DNA 提取以及文库制备。首先应用 DNA-off 和 10% 次氯酸钠溶液擦拭和浸泡牙齿 5 分钟,然后在超净工作台中应用 254nm 的紫外线照射牙齿表面各 30 分钟,钻取牙粉 50 毫克至 500 毫克不等。应用 EDTA(0.5 M) 和蛋白酶 K (10mg / mL) 50℃ 消化过夜,使用 minElut 纯化试剂盒进行纯化,最后的洗脱体系为 60 微升。在 DNA 提取中,每 7 个样品加入一个空白阴性对照。经过线粒体高可变区部分片段 PCR 扩增评估样本提取效率和洁净度。应用宁超等人描述的方法进行双链 DNA 建库^[8]。使用商业公司的 illumina Hiseq x10 平台进行序列分析。

2) 序列评估和真实性验证 参考宁超等人的方法进行序列分析^[8]。首先去掉接头和末端损伤,将 DNA 片段映射到人类参考基因组(版本 hs37d5)上,并过滤掉 10% 不匹配的以及片段长度小于 30bp 的 reads,通过损伤检验来评估古 DNA 的错配模式,通过 calico.0.2. py (<https://github.com/pontussk/calico>) 脚本对样本进行线粒体污染率的分析,通过鉴定古代线粒体基因组中私有位点的杂合度来判断来自于外源 DNA 的污染率。综合

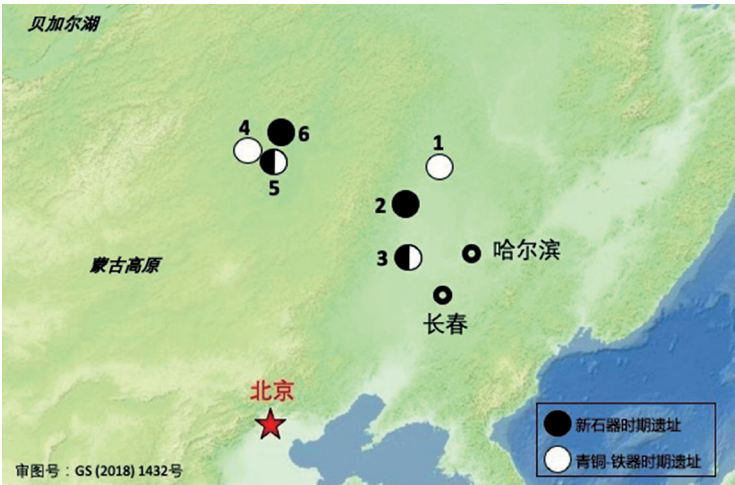


Fig.1 Geographic map showing the sampling locations.

图 1 本研究所收集古代样本的遗址地理位置

1. 大古堆遗址; 2. 洪河村遗址; 3. 后套木嘎遗址; 4. 蘑菇山鲜卑遗址; 5. 扎赉诺尔遗址; 6. 五七农场遗址

表 1 本研究中考古样本背景信息

Tab.1 The archeological information of samples in this study

	遗址名称	年代 (cal BP)	样本数量 (个)	年代参考文献
新石器时代	后套木嘎遗址	11000-6000	6	[8]
	扎赉诺尔遗址	5500-5300	1	[9]
	黑龙江五七农场遗址	5500-5300	1	[9]
	洪河村遗址	4000	4	[7]
青铜铁器时代	后套木嘎遗址	4000-2000	6	[8]
	黑龙江大古堆遗址	2500-2000	2	[16]
	内蒙古蘑菇山遗址	2000	3	[9]
	扎赉诺尔遗址	2000-2200	1	[9]

古 DNA 片段长度、损伤模式以及污染率来判读 DNA 的真实性。

3) 统计学分析 我们首先将去掉接头序列的 FASTQ 文件与人类基因组参考序列 hs37d5.fa 进行比对, 并利用 SAMtools 去除低质量的序列 (-q30)。接下来我们用 mapDamage 软件进行古 DNA 末端损伤鉴定, 再利用 bamUtils 软件中的 trimBam 命令将序列两端具有损伤模式的 8bp 碱基切掉。最后, 我们利用 SAMtools 软件里 view 命令将比对到线粒体上的序列进行提取, 得到 BAM 文件。接下来我们使用 Geneious 软件 (<https://www.geneious.com/>) 生成了古代个体的 mtDNA 共有序列, 然后使用 HaploGrep2 确定了他们的 mtDNA 单倍群。使用贝叶斯方法计算线粒体单倍群频率 (95% 的置信区间)。基于单倍群频率, 我们通过 R 语言 FactoMineR 包中的 “PCA” 功能进行主成分分析, 并利用 DataGraph (<http://www.visualdatatools.com/DataGraph/>) 软件对结果进行可视化展示。应用 DnaSP 执行中性检验和计算线粒体单倍型多样性。

为了分析西辽河和嫩江流域地区的人群历史和有效人口大小, 我们利用 BEAST2 软件进行 Extended Bayesian Skyline Plot (EBSP) 分析。分析的对象主要包括 N9a 和 B4c1 两个单倍群, 其中 N9a 属于两个地区的共享谱系, 而 B4c1 在嫩江流域新石器和青铜时期人群中都有发现。其中 N9a 的分析包括 71 个现代个体, B4c1 类型的分析包括 44 个现代个体。EBSP 分析采用 HKY 碱基替代模型和严格分子钟方法, 线粒体全序的分子钟速率设置为 2.53×10^{-8} (由 4.5 万年前 Ust-Ishim 推导出)^[16]。将使用 MEGA 软件构建的最大简约树作为起始树导出谱系树, 估计各个线粒体谱系分支的共祖时间, 得到贝叶斯人口变化曲线。此外, 为了进一步探讨谱系内个体之间的关系, 我们应用 Network 软件对单倍群 B4c1a2 以及 N9a 执行了中介网络分析。

3 结果

我们共获得 24 个样本的线粒体全序列, 数据覆盖率在 4.7-853.4X 之间, 污染率 (0.6-9.2%) 均很低。这 24 个个体共包含 24 个单倍型, 可以归属到 10 个线粒体单倍群: A、B、C、D、F、G、N9a、M8、Z、Y, 均属于东部欧亚谱系 (表 2)。为了追踪嫩江流域青铜时期人群生业模式和文化改变的原因是否与外来人群进入有关, 我们将嫩江流域的古代人群分成新石器时代和青铜铁器时代两组人群进行随后的人群遗传分析。

早期人群 ($n=12$) 主要携带有单倍群 A、B4、C4、C5、D4、Y, 包括 12 个亚单倍群, 展现了较高的人群内部遗传多样性。单倍群 D4 是早期人群中最为主要的单倍群 ($n=7$), 频率高达 58.33%, 其在现代的北亚和远东地区以及古代的北亚人群中有着非常高的频率 (图 2)^[13], 在现代的中国北方人群中也有着较高的频率 (19.47%)^[15]。嫩江流域早期人群的整体单倍群构成与远东地区新石器时代的古代人群和蒙古新石器时代古代人群较为相似, 都有高频的单倍群 D 和 C (图 2)。与早期人群相比, 晚期人群 ($n=12$) 展现了更为复杂的单倍群多样性, 包括出现在西辽河古代人群以及黄河流域古代人群的单倍群 N9a、Z、M、F, 发现于贝加尔湖和西辽河古代人群中 G 谱系。嫩江流域晚期人群单倍群构成与西辽河地区新石器时代人群和黄河流域新石器时代古代人群以及现代当地少数民族更为相似 (图 2)。

为了进一步揭示嫩江流域古代人群与周边古代人群的关系, 我们基于线粒体单倍群频率构建了主成分分析 (PCA)。在 PCA 图中, 从第一主成分和第二主成分 (2 个主成分共占比例为 33.7%) 可以看出, 所分析的古代人群的分布大体上与其地理分布相吻合, 来自相近地区的古代人群在 PCA 中具有相似的遗传分布。其中, 嫩江流域早期人群与远东古代人群遗传距离最近 (他们主要共享的单倍群是 D4、C5、A+152C 等), 而嫩江流域晚期人群在第一主成分上与早期人群分开, 反而与黄河流域新石器时代人群以及西辽河地区古代人群聚在一起 (主要受单倍群 N9a、Z、D5 和 G 的影响) (图 3)。主成分分析表明, 嫩江流域早晚期人群母系遗传结构发生了动态变化。

为了详细探讨这种遗传结构变化的程度, 我们对早晚期人群的更下游的单倍群进行了分析。我们发现, 嫩江流域早晚期人群共享单倍群 C4a1a、C5 以及 B4c1a2。C4a1a 主要分布在古代的蒙古人中, 从新石器至青铜铁器均有发现^[12], 其次, 在青铜贝加尔湖人群以及中国北方黄河流域仰韶人群也有存在^[9,13]; 单倍群 C5 则特异且高频的分布在古代俄罗斯远东人群中^[13]; 而单倍群 B4c1a2 只在嫩江流域和西辽河地区古代人群中被发现^[9], 暗示这些单倍群可能起源于东北亚地区。结合已发表的常染色体基因组结果, 我们推测这些单倍群在早晚期人群中的共存, 可能是嫩江流域人群长期的遗传连续性和稳定性导致的, 并且这种遗传连续性可能一直持续到当地的现代人群, 比如辽宁、吉林、黑龙江、内蒙古的现代人群中也有低频的 C4a1a、C5 以及 B4c1a2^[15]。为了进一步追踪这种遗传连续性, 我们针对数据质量较好的单倍群 B4c1a2 执行了中介网络分析 (图 4A)。中介网络图显示, 嫩江流域早期的后套木嘎古代样本 (HT-M54A, 7500BP) 与晚期的后套木嘎古代样本 (HT-M69A, 2500-2000BP) 在同一分支上, 并且早期的样本处于系统发育树的根部, 表明后套

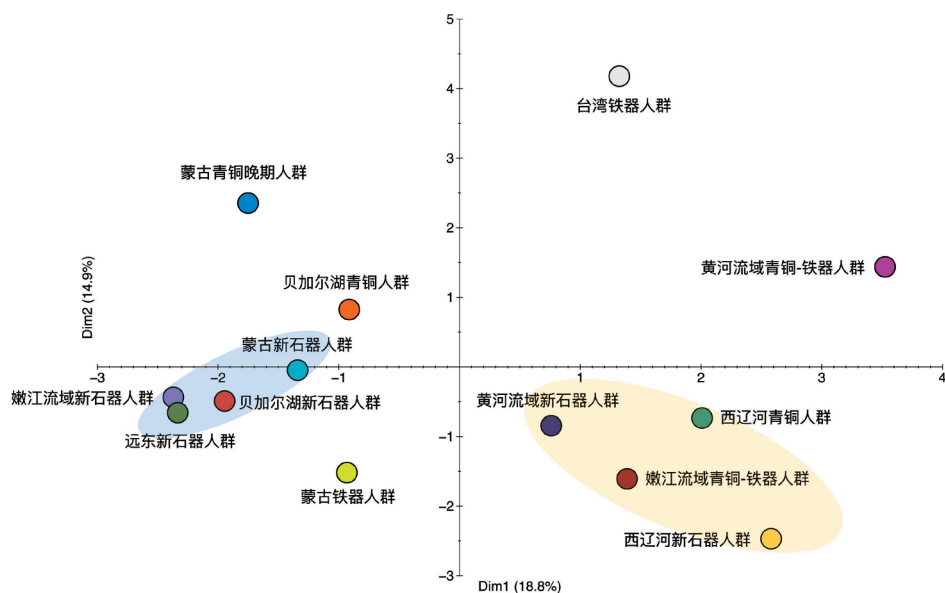


图 3 嫩江流域古代人群与相关古代人群主成分分析,

Fig.3 PCA plot based on haplogroup frequencies of Nenjiang River populations and other ancient populations calculated using

嫩江流域早期人群所处的遗传聚类用浅蓝色表示, 嫩江流域晚期人群所处的遗传聚类用浅黄色表示 //The genetic cluster of the early Nenjiang River population is shown in light blue and the genetic cluster of the later Nenjiang River population is shown in light yellow

木嘎早晚期人群在母系遗传上是连续的。此外,后套木嘎早期样本与西辽河地区青铜时期的一个样本(91KLM2, 2800-2300BP)以及现代雅库特的一个个体处于另一个分支上(图4A)。值得注意的是,尽管91KLM2这个样本所处的地理位置在西辽河地区,其全基因组数据却显示与嫩江流域的人群聚在一起,表明这个样本所代表的个体起源于嫩江流域^[9]。因此,中介网络分析支持嫩江流域古代人群自7500至2000年左右具有母系遗传连续性。

为了考察嫩江流域的人群历史动态,我们应用DnaSP软件基于线粒体DNA序列对新石器($n=12$)和青铜铁器($n=12$)两个时期人群分别执行了中性检验,结果Tajima'D均为负值(新石器时期: -0.8488 ($P>0.1$); 青铜铁器时期: -1.0438 ($P>0.1$)),但检验结果均不显著,说明从新石器时期开始一直到青铜铁器时期,嫩江流域人群保持相对的稳定性,并没有发生明显的人群扩张或者衰减事件。为了进一步追踪嫩江流域史前人群历史动态,我们基于单倍群B4c1a的线粒体全基因组数据重构了嫩江流域史前人群历史。EBSP曲线表明线粒体单倍群B4c1a分别在距今9000-7500年和距今5000-4000左右有一个人口增长期(图4B)。第一次扩张时间与伴随着全新世大暖期开始北方以旱作农业为特点的新石器文化的扩张时间想吻合^[18]。第二次发生扩张的时间与龙山时期粟作农业的扩张时间有很好的应对^[19]。共祖模拟分析显示B4c1a2的共祖时间大约是在8500年左右(图4C),表明距今8500年前,B4c1a2就已经存在,并于7500年前扩散到了嫩江流域,与单倍群B4c1a第一次的扩张时间相一致。

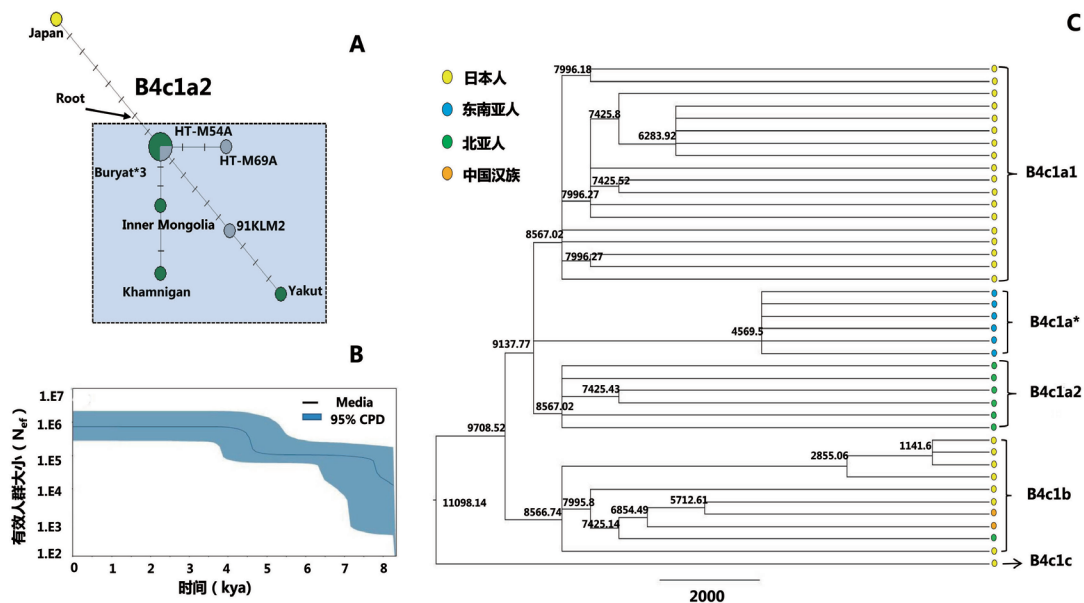


图4 基于单倍群B4c1a序列的统计学分析

Fig.4 Statistical analyses based on the sequences of Haplogroup B4c1a

A) 单倍群B4c1a2的中介网络图/The network of haplogroup B4c1a2; B) 单倍群B4c1的贝叶斯Skyline曲线/The Bayesian Skyline plots of Haplogroup B4c1 showing the maternal effective population size history; C) 单倍群B4c1序列的贝叶斯树,分支上的数字代表分支的分歧时间,其中B4c1a2的共祖时间是大约距今8567年/The Bayesian tree for sequences from Haplogroup B4c1. The long of line is the years before present, the number is the age for the divergence age for the clade and the coalescence time of B4c1a2 was 8560 years ago, the individuals are colored according to different origin

尽管嫩江流域早晚期人群在全基因组水平和线粒体水平上均展现了较强的遗传连续性,但是,线粒体数据同时也展现了非常明显的遗传差异。PCA图显示,嫩江流域晚期人群与中原黄河流域新石器时代人群以及西辽河古代人群有着较近的遗传距离(图3),这可能受单倍群Z3和N9a的影响。不论是单倍群Z3a1还是其上游Z3目前在所获得的整个东北亚地区古代人群中只在西辽河地区夏家店下层存在。Z3a1在现代人群中的频率也较低,主要分布在中国北方人群。因此嫩江流域晚期人群中出现的Z3a1单倍群不太可能来源于东北亚地区,而更可能是来源于西辽河地区。而晚期人群中出现的单倍群N9a(ZLNR-1)在辽西地区新石器时代的朝阳半拉山人群(BLS41)和青铜时期夏家店下层文化的二道井子人群(EDM176)中均有发现,同时N9a在中原瓦店龙山文化人群中(WT1H16个体)以及黄河上游铁器时期大槽子人群中也有低频存在^[9](表2)。此外,赵欣等人对西辽河古代个体的线粒体DNA高可变区序列分析显示,N9a在西辽河红山文化的牛河梁遗址的频率高达35.71%,在小河沿文化的哈拉海沟人群中占8.33%^[11],而在嫩江流域的早期古代人群以及蒙古、贝加尔湖和俄罗斯远东的古代人群中均未发现N9a^[20-22]。单倍群N9a在古代人群中的分布模式表明N9a很可能起源于西辽河地区。西辽河来源的单倍群Z3a1和N9a在嫩江流域晚期人群中的存在表明,西辽河古代人群曾向嫩江流域扩散,并留下母系遗传印迹。为了进一步追踪这种基因流向和扩散历史,我们基于线粒体基因组数据对于数据质量相对较好的单倍群N9a做了共祖模拟分析、BESP分析和中介网络分析。EBSP曲线表明线粒体单倍群N9a的有效人群自距今6000-4000BP有个扩张期(图5A,5B)。古植物学研究表明,距今6000-4000年前正是粟黍农业在中国北方广泛扩张,推动新石器晚期文化的繁盛和人口显著增长的时期^[23]。此外,考古学研究表明,距今6000年前正是辽西地区红山文化兴起的时间,而4000年左右则是中原龙山文化晚期中原农业人群向辽西地区扩张的时期^[8,9],单倍群N9a人口数量扩张期与辽西地区本土新石器中晚期文化发展是相一致的。同时,我们构建了N9a的中介网络图(西辽河古代个体BLS41数据质量较差,在此分析时排除)试图探讨各个地区N9a个体之间的关系。中介网络图显示(图5C),单倍群N9a在现代人群中广泛分布在中国、日本、北亚以及东南亚。其中日本的现代样本大部分与黄河流域龙山时期的古代样本(WT1H16)聚在一个分支,并且古代样本在根部,暗示这一分支可能起源于中国。而西辽河青铜时代样本EDM176与嫩江晚期ZLNR-1样本并不在一个分支,并且他们所处分支个体数量有限,无法判断他们的具体起源地。但是,结合单倍群N9a在古今人群中的存在和分布频率以及N9a扩张时间与西辽河地区考古学文化的对应关系,我们可以推测N9a在嫩江流域晚期人群中的存在与辽西地区的古代人群向嫩江流域迁徙扩张有关。

4 讨论

考古调查表明,松嫩平原新石器早期的制陶工艺以及纹饰风格受到俄罗斯外贝加尔地区卡楼加河口文化的影响,与贝加尔湖地区存在高度的相似性^[5]。正如母系遗传数据所示,早期的松嫩人群与蒙古新石器时代和北亚新石器时代的渔猎人群聚在一起,与俄罗斯远东人群展现了非常相似的遗传特点。这一结果表明新石器早期,松嫩平原渔猎人群应该

与其同纬度以及北部的渔猎人群有着相似的遗传基质和文化内涵。青铜时期以后，人群母系遗传成分上与早期人群具有一定程度的遗传连续性同时，也发生了一定的变化。嫩江地区晚期古代人群（4000-2000）与西辽河地区青铜铁器时期人群（4000-2000）以及中原新石器时代人群的遗传结构更为相似。结合单倍群 Z3a1 和 N9a 谱系的起源以及 N9a 的扩张时间，我们认为西辽河地区古代人群在距今 2000 年之前曾向松嫩平原迁徙，并留下了母系遗传印迹。值得指出的是，Ning 等人对松嫩平原古代人群的 5 个个体（7500-2000）全基因组研究显示该地区人群有较强的遗传连续性，早晚期人群均与北亚现代人有较近的遗传关系，并没有发现西辽河遗传成分的进入，只有晚期的一个个体显示出部分蒙古成分的融入^[9]。线粒体 DNA 基因组不但追踪到了这种遗传连续性，同时还发现了外来人群对当地人群母系遗传结构的影响，这可能归因于我们采用了更大的样本量以及线粒体 DNA 可以呈现更高的人群内部差异性。

此外，PCA 图显示，西辽河青铜铁器时代人群较新石器时代人群与中原新石器时代人群关系更为密切，揭示西辽河青铜铁器时代人群与红山文化时期的人群的遗传差异主要来自于中原农业人群向西辽河地区的扩张。这与西辽河地区夏家店下层农业文化、陶器风格等具有明显的中原文化影响是相一致的^[24]。而嫩江流域晚期人群在 PCA 上介于西辽河青铜铁器时代人群与中原新石器时代人群之间，与二者均具有较近的遗传距离可能表明，西辽河古代人群向松嫩平原的迁徙可能发生在中原农业人群向西辽河地区扩张并与当地人群发生融合之后。考古调查表明，夏家店下层文化时期（4000-3500BP），西辽河地区考古学文化与中原考古学文化有着密切的联系^[23]，而这一时期也刚好是嫩江流域考古文化发生重要转变的时

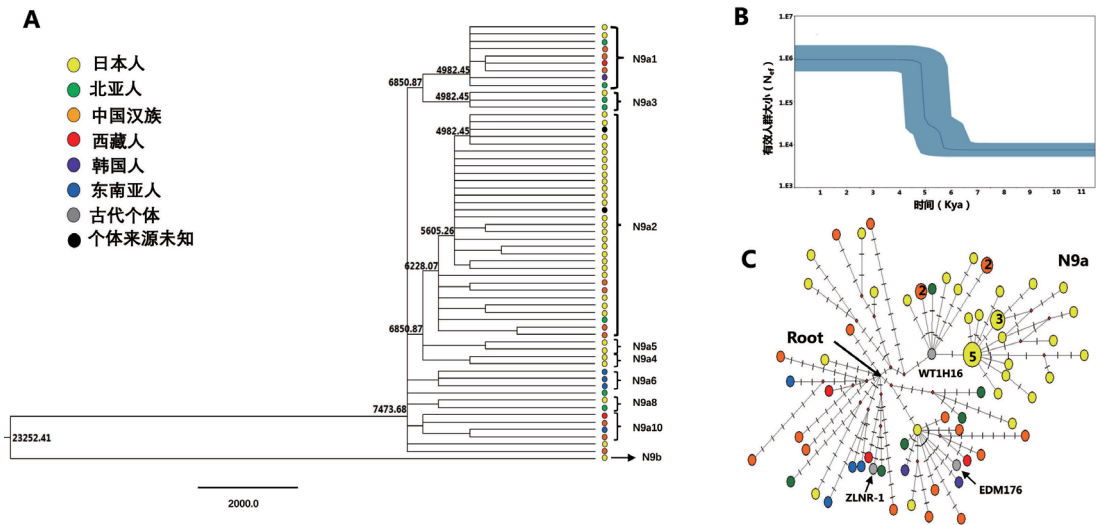


图 5 基于单倍群 N9a 序列的统计学分析

Fig.5 Statistical analyses based on the sequences of Haplogroup N9a

(A) 单倍群 N9a 序列的贝叶斯树，分支上的数字代表分支的分歧时间，不同地理来源的个体应用不同的颜色表示，每个个体的 Genbank 号见附图 3。(B) 单倍群 N9a 的贝叶斯 Skyline 曲线。(C) 单倍群 N9a 的中介网络图，数字代表共享此单倍型的个体数量。/(A)The Bayesian tree for sequences from Haplogroup N9a. The long of line is the years before present, the number is the age for the divergence age for the clade, the individuals are colored according to different origin, the Genbank number for every individual was shown in Supplementary Fig S3. (B) The Bayesian Skyline plots of Haplogroup N9a showing the maternal effective population size history. (C)The Network of Haplogroup N9a. Haplotypes where the number of Shared individuals is greater than one are numbered

间, 因此我们推测西辽河地区古代人群向松嫩地区的迁徙扩张应该是在 4000-3500 年间。

古环境学研究表明, 距今 5000-3000 年, 东北地区气候开始持续变冷^[25]。而这一时期, 正是中原发达农业文化强势向西辽河地区扩张的时期, 中原人群的进入给西辽河地区带来了先进农业技术的同时, 也伴随着因人口的快速增长带来的资源压力^[9]。这种生存压力迫使西辽河古代人群向嫩江流域迁徙并给当地带去了新的技术与语言文化。这与语言学上认为的, 盛行于嫩江流域的泛欧亚语言来源于西辽河地区是相一致的(一般认为语言的传播是伴随着人群迁徙的^[26])。而松嫩平原古代人群可能为了适应因气候恶劣而造成的渔猎采集资源不足, 对生业模式做出了调整, 让适量的农业和畜牧业加入作为辅助的生业模式。这一时期文化的复杂度以及各种生业模式并存的现象可能正是由于当地的人群为了适应气候变化所做出的改变。考虑到嫩江流域古代人群全基因组数据和线粒体基因组数据均展现了较强的遗传连续性, 辽西地区古代人群向嫩江流域的人群迁徙规模可能不大。

参考文献

- [1] 赵宾福. 嫩江流域新石器时代生业方式研究[J]. 考古, 2007, (11): 55-61
- [2] 王立新, 霍东峰, 方启. 吉林大安后套木嘎遗址发掘的主要收获[J]. 边疆考古研究, 2017, 1: 321-333
- [3] 冷程程, 汤卓炜, 张伟, 等. 嫩江流域新石器时代以来的环境考古(初步)研究[J]. 第四纪研究, 2019, 39(1): 48-58
- [4] 朱永刚. 松嫩平原先白金宝文化遗存的发现与研究[J]. 北方文物, 1998, (1): 19-28
- [5] 陈全家, 王法岗, 王春雪. 嫩江流域青铜时代生业方式研究[J]. 华夏考古, 2011, (2): 46-53
- [6] 王立新. 后套木嘎新石器时代遗存及相关问题研究[J]. 考古学报, 2018, (2): 141-164
- [7] Cui YQ, Zhang F, Ma PC, et al. Bioarchaeological perspective on the expansion of Transeurasian languages in Neolithic Amur River basin[J]. *Evolutionary Human Sciences*, 2020, 2:1-13
- [8] 宁超. 中国北方古代人群基因组学研究——以新疆下坂地墓地和吉林后套木嘎墓地为例[D]. 长春: 吉林大学, 2017, 63-73
- [9] Ning C, Li T, Wang K, et al. Ancient genomes from northern China suggest links between subsistence changes and human migration[J]. *Nat Communications*, 2020, 11: 2700
- [10] 顾明亮. 线粒体基因组特异性变异与人类进化[J]. 国际遗传学杂志, 2010, 33(6): 344-368
- [11] 赵欣. 辽西地区先秦时期居民的体质人类学与分子考古学研究[D]. 长春: 吉林大学, 2009, 12-47, 67-74
- [12] Wang CC, Yeh HY, Popov AN, et al. The Genomic Formation of Human Populations in East Asia[J]. *bioRxiv*, 2020.03.25.004606
- [13] Damgaard PB, Martiniano R, Kamm J, et al. The first horse herders and the impact of early Bronze Age steppe expansions into Asia[J]. *Science*, 2018, 360(6396), eaar7711
- [14] Kilinc GM, Kashuba N, Yaka R, et al. Investigating Holocene human population history in North Asia using ancient mitogenomes[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8: 8969
- [15] Li YC, Ye WJ, Jiang CG, et al. River Valleys Shaped the Maternal Genetic Landscape of Han Chinese[J]. *Mol. Biol. Evol*, 2020, 36(8): 1643-1652
- [16] 王长明, 张伟, 王怡, 等. 黑龙江讷河大古堆墓地发掘简报[J]. 文物, 2009, 6: 4-25
- [17] Fu QM, Li H, Moorjani P, et al. The genome sequence of a 45,000-year-old modern human from western Siberia[J]. *Nature*, 2014, 514: 445-449
- [18] 郭明建. 中国北方农业起源研究的理论和实践[J]. 华夏考古, 2012, 1: 134-142
- [19] 董广辉, 刘峰文, 杨谊时, 等. 黄河流域新石器文化的空间扩张及其影响因素[J]. 自然杂志, 2016, 38(4): 248-252
- [20] Yu H, Spyrou MA, Karapetian M, et al. Paleolithic to Bronze Age Siberians Reveal Connections with First Americans and across Eurasia[J]. *Cell*, 2020, 181: 1-14
- [21] Jeong C, Wang K, Wilkin S, et al. A dynamic 6,000-year genetic history of Eurasia's Eastern Steppe[J]. *bioRxiv*, 2020.03.25.008078
- [22] Sikora M, Pitulko VV, Sousa VC, et al. The population history of northeastern Siberia since the Pleistocene[J]. *Nature*, 2019, 570(7760): 182-188
- [23] 董广辉, 张山佳, 杨谊时, 等. 中国北方新石器时代农业强化及对环境的影响[J]. 科学通报, 2016, 61(26): 2913-2925
- [24] 邓聪. 夏家店下层文化中的二里头文化玉器因素举例[J]. 三代考古, 2009, 0: 171-175
- [25] Dong GH, Li R, Lu MX, et al. Evolution of human-environmental interactions in China from the Late Paleolithic to the Bronze Age[J]. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 2020, 44(2): 233-250
- [26] Li T, Ning C, Zhushchikhovskaya IS, et al. Millet agriculture dispersed from Northeast China to the Russian Far East: Integrating archaeology, genetics, and linguistics[J]. *Archaeological Research in Asia*, 2020, 22: 100177